

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Veronika Koláříková

Adaptace rostlin ke klimatickým změnám

Plant adaptation to climate change

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování

Ráda bych tímto poděkovala své školitelce doc. RNDr. Zuzana Münzbergové, Ph.D. za odborné vedení, připomínky a především trpělivost v průběhu zpracování bakalářské práce. Dále bych ráda poděkovala svým blízkým a přátelům, kteří mě při psaní této práce podporovali.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 14. 5. 2015

Podpis

Abstrakt

Klimatické změny představují pro rostliny selektivní sílu, se kterou se musí vypořádat, jinak čelí riziku extinkce. Porozumění mechanismům, které rostliny používají, aby se tomuto riziku vyhnuly, je důležité pro efektivní ochranu biodiverzity. Klimatické změny mohou přesáhnout toleranci rostlin k abiotickým podmínkám. Rostliny na tyto změny mohou reagovat posunem výskytu, fenotypovou plasticitou, evoluční adaptací nebo kombinací těchto strategií. Fenotypová plasticita a evoluční adaptace se projevují změnou ve fyziologii, morfologii a/nebo fenologii rostlin. V této práci jsou shrnuty poznatky o těchto ekologických a evolučních strategiích, dále pak jsou zde uvedeny používané metody studia projevů rostlin, na které působí klimatické změny.

Klíčová slova: klimatické změny, migrace, fenotypová plasticita, adaptace, fenologie, environmentální stres

Abstract

Climate change represents important selective force for plants. They have to deal with this change otherwise they are facing the risk of extinction. Understanding the mechanism which plants use to avoid the risk is essential for effective conservation of biodiversity. The climate change can exceed the tolerance of plants to abiotic factors. The plants can react to the changes by migration, phenotypic plasticity, evolutionary adaption or by a combination of these strategies. Phenotypic plasticity and evolutionary adaption are manifested by a change of physiology, morphology and/or phenology of plants. This work summarizes the findings of these ecological and evolutionary strategies and also presents methods used for studying species response to climate change.

Key words: climate change, migration, phenotypic plasticity, adaptation, phenology, environmental stress

Obsah

Úvod.....	1
1. Ekologické a evoluční odpovědi na klimatické změny	2
1.1. Migrace	3
1.2. Fenotypová plasticita	4
1.3. Genový tok	5
1.4. Adaptace	6
2. Druhovité vlastnosti umožňující reakci druhu na změny klimatických podmínek.....	9
2.1. Fenologie kvetení	10
2.2. Změny v morfologii listu	11
2.3. Fotosyntetická aktivita.....	12
2.4. Další fyziologické změny	13
2.4.1. Teplotní stres.....	13
2.4.2. Vodní stres	14
3. Metody studia	15
3.1. Teoretické studie.....	15
3.1.1. Environmentální modelování niky.....	15
3.1.2. Mechanistické populační modelování.....	15
3.2. Terénní studie	16
3.2.1. Studie využívající starý rostlinný materiál	16
3.2.2. Terénní a experimentální studie v průběhu času.....	16
3.2.3. Studie nahrazující čas prostorem	17
4. Diplomová práce.....	19
Závěr.....	20
Použitá literatura.....	21

Úvod

Globální klimatické změny jsou problém, který postihuje celou naši planetu. Týkají se flóry, fauny i člověka. Jejich vlivem může docházet k vymírání vzácných rostlinných i živočišných druhů. Rostlinné druhy musí čím dál intenzivněji čelit vlivům vzrůstající teploty a měnících se srážek (Anderson et al., 2012b; Jump and Penuelas, 2005). Velkým problémem jsou extrémní klimatické události, které jsou v posledním desetiletí čím dál častější. Za posledních 100 let stoupla v Evropě průměrná teplota o 0,4 stupňů celsia (Jump and Penuelas, 2005). Teplotní růst má podobný průběh jako před pěti tisíci lety od posledního glaciálního maxima, ale je padesát krát rychlejší (Shaw and Etterson, 2012). Rostliny se této silné selektivní síle musí přizpůsobovat kvůli velkému riziku extinkce populací. Pro pochopení jejich dalšího osudu je proto důležité poznat mechanismy reakce druhů na probíhající klimatické změny (Jump and Penuelas, 2005). Studium adaptací rostlin je důležité nejen pro porozumění těmto mechanismům, ale i pro efektivní ochranu biodiverzity a ekosystémů.

1. Ekologické a evoluční odpovědi na klimatické změny

Jedním z klíčových faktorů, který určuje schopnost druhu reagovat na klimatické změny, je tolerance neboli snášenlivost vůči působení jednotlivých ekologických faktorů. Ta je pro každý rostlinný druh specifická. Šíře faktoru, který je pro rostlinu snesitelný, nazýváme ekologickou amplitudou druhu. Amplituda má dva protipóly – minimální a maximální hodnotu určitého faktoru. Pod hranicí minima nebo nad hranicí maxima jsou funkce a vývoj rostlinného organismu inhibovány, popř. rostlina hyne (Slavíková, 1982). Pokud nové klimatické podmínky přesáhnou toleranci druhu, je nutná reakce rostliny na tuto změnu.

Strategie, díky kterým rostliny odolávají environmentálním změnám, jsou rozděleny na ekologické (posun rozšíření a fenotypová plasticita) a evoluční (adaptace a genový tok). Vzhledem k rychlým změnám v prostředí jsou rostliny nuceny používat kombinace těchto strategií, aby zmírnily riziko extinkce. Například rostlinám, které migrují za preferovanými klimatickými podmínkami (a tím pádem musí čelit novým biotickým a abiotickým podmínkám jako je jiná fotoperioda, edafické podmínky, růstová sezona atd.) může plasticita a/nebo adaptace pomoci při růstu populace na nových geografických územích. Přínos adaptace, migrace a plasticity pro odolnost rostlin ke klimatickým změnám pravděpodobně závisí na různých faktorech jako je generační doba, rozmnožovací systém, disperzní kapacita, síla a směr selekce, genetická variabilita, rozsah genetických korelací mezi znaky a genetická struktura populace (Anderson et al., 2012b).

Podle paleontologických výzkumů v průběhu čtyř geologických period rychlých klimatických změn rostliny pravděpodobně přežily pomocí migrace a adaptace k novým podmínkám (Anderson et al., 2012b). Můžeme předpokládat, že jedním z predikovatelných důsledků klimatických změn je pohyb rostlinných druhů do vyšších nadmořských výšek a šířek. V dnešní době je ovšem tento efekt výrazně zhoršen fragmentací habitatů způsobených lidskou populací (Jump and Penuelas, 2005), což brání rozšíření druhů do vhodnějších lokalit a redukuje genetickou variabilitu druhů (Anderson et al., 2012b).

1.1. Migrace

Z paleontologických dokladů víme, že v průběhu evoluce rostliny měnily svoje stanoviště v závislosti na změnách klimatu (Shaw and Etterson, 2012). V dnešní době jsou známy postupné migrace populací stromů směrem na sever. Pohyb probíhá rychlostí 100-1000 m/rok (Ackerly, 2003). Podle Ackerlyho se taková rychlost zdá být dostatečná pro udržení vegetace v rovnováze s klimatem, i když může dojít k dočasné nerovnováze vlivem ojedinělých změn (Ackerly, 2003). Ovšem pouze migrace není dostačující odpověď na klimatické změny, rostliny se musí umět přizpůsobit lokálním podmínkám na konkrétním stanovišti. Existuje velká genetická rozmanitost v rámci jednoho druhu způsobená adaptací k místnímu klimatu, čímž rostliny reagují na měnící se ekologická optima v čase a prostoru. Migrace je tedy provázena adaptivním přizpůsobením a tyto jevy probíhají současně (Kremer et al., 2012).

Rostliny, jakožto přisedlé organismy, mohou migrovat pouze disperzí vhodným směrem. Klíčové je dálkové šíření semen nebo prodloužená doba dormance propagulí následovaná úspěšným vyklíčením a usazením se v níce s lepšími podmínkami. Rozšíření semen je náhodné, genotyp rostlin v něm obvykle nehraje žádnou roli. Mortalita semen závisí na vhodném umístění, a je tedy obvykle neselektivní. Ovšem co se týče úspěšně vyklíčených semen, zde už působí selekční tlaky na genotypy, které jsou pro dané podmínky nejvhodnější (Ackerly, 2003). Možnosti disperse semen jsou omezeny přirozeným členěním zemského povrchu. V dnešní době ji navíc omezuje fragmentace krajiny způsobená člověkem (Boeye et al., 2013; Shaw and Etterson, 2012). Fragmentace krajiny zabraňuje genovému toku (v krajině, kde se bez zásahu lidské populace nevyskytují přírodní překážky, které by bránily migraci), což vede k snížení genetické variability a izolaci migrující populace a tudíž k zvýšené pravděpodobnosti extinkce této populace (Jump and Penuelas, 2005).

Migrace tedy napomáhá rostlinám rozšiřovat se na stanoviště, kde je jejich ekologické optimum. Je ovšem nepravděpodobné, že by rostliny byly schopné reagovat na změny klimatu pouze migrací. Významnou roli tedy hraje adaptace rostlin ke klimatickým změnám (Jump and Penuelas, 2005).

1.2. Fenotypová plasticita

Fenotypová plasticita je jednou z možností, jak mohou rostliny odpovídat na klimatické změny (Nicotra et al., 2010). Je definována jako schopnost genotypu produkovat různé fenotypy na základě různého působení environmentálních podmínek (West-Eberhard, 2003). Zprostředkovává rychlou odpověď na změny životního prostředí. Tím poskytuje rostlině ochranu proti krátce trvajícím environmentálním fluktuacím (Jump and Penuelas, 2005), kde bude pravděpodobně rozhodujícím faktorem přetrvání populace (Anderson et al., 2012a). Může chránit rostlinu i proti dlouhodobým efektům klimatických změn (Jump and Penuelas, 2005), ale pravděpodobně pouze v rozsahu historicky dané genetické variability druhu (Anderson et al., 2012a).

Schopnost organismu projevit plasticitu v daném znaku je realizována na molekulární úrovni. Rostlina dostane vnější podnět, který je zpracováván na buněčném povrchu pomocí receptorů. Podnět od receptorů zahájí signální kaskádu, která může vést k post-translačním modifikacím složek signálních drah, čímž zprostředkuje projev plasticity (Nicotra et al., 2010). Přesné působení těchto signálních drah je zatím nepříliš prozkoumáno.

Příkladem studie fenotypové plasticity na molekulární úrovni je projev heat shock proteinů (HSPs), hlavně Hsp90. Tyto proteiny buňky produkují jako odpověď na teplotní stres, napomáhají korektnímu sbalení proteinů. Hsp90 navíc zabraňuje expresi genů, které by produkovaly stejný fenotyp v různých typech prostředí, což se může projevit fenotypovou plasticitou, a dále může vést k adaptivní odpovědi (Ghalambor et al., 2007).

Podle účinku na fitness rostliny dělíme fenotypovou plasticitu na adaptivní, neadaptivní a neutrální (Ghalambor et al., 2007). Adaptivní plasticita se projevuje pozitivně na fitness rostliny v reakci na nové prostředí a pomáhá tak rozšíření nebo přetrvání populace. Dává jí čas k využití dalších prostředků pro adaptaci jako je např. genový tok nebo mutace. Neadaptivní plasticita se projevuje ve stresovém prostředí snížením fitness rostliny, např. snížený růst a produkce semen způsobené vlivem nedostatku vláhy a minerálních látek. Navozuje zvýšenou snahu o jinou plastickou nebo geneticky podloženou změnu, která se negativně projeví v selekčním tlaku na nejhůře přizpůsobené jedince (Ghalambor et al., 2007; van Kleunen and Fischer, 2005).

Fenotypová plasticita se nejvíce projevuje u periferních populací, které se vyskytují na okraji vhodného habitatu. Zde jsou rostliny vystaveny většímu riziku vychýlení od ekologické amplitudy daného druhu z důvodu změny klimatických podmínek (Valladares et al., 2014).

V rámci fenotypové plasticity je nejlépe prozkoumaný dopad klimatických změn na změny v morfologii listu a květu, ve fenologii kvetení a dormanci semen (Nicotra et al., 2010). Jeden z příkladů je ekologicky vyvolaný mechanismus regulace kvetení. U modelové rostliny *Arabidopsis thaliana* závisí zahájení kvetení na regulaci genu transkripčního faktoru FLC (Flowering locus C) epigenetickými modifikacemi histonů po jarovizaci (Nicotra et al., 2010). Tento proces regulace neplatí pro všechny druhy, přesto se u mnoha druhů rostlin projevuje podobná fyziologická odpověď na jarovizaci, jen je regulována jiným způsobem (Hecht et al., 2005). Obecně je regulace kvetení v reakci na lokální krátkodobou změnu klimatu považována za projev fenotypové plasticity (Anderson et al., 2012a; Brunet and Larson-Rabin, 2012), protože čas kvetení může každoročně kolísat v rámci jedné generace. Kdyby byla projevem pouze evoluční adaptace, změna v načasování kvetení by byla patrná až po selekci v dalších generacích (Anderson et al., 2012a). Pokud ale vezmeme v potaz dlouhodobou změnu klimatu, jako například globální oteplování, projevuje se zde i evoluční adaptace postupným zkracováním iniciace kvetení po zímě. Můžeme tedy usuzovat, že regulace kvetení je projevem fenotypové plasticity, ale z dlouhodobého hlediska se uplatňuje i evoluční adaptace (Anderson et al., 2012a), která upřednostňuje dříve vykvétající jedince (Munguia-Rosas et al., 2011).

Dalším příkladem je plasticita v dormanci semen. Dormance zabraňuje klíčení rostliny v případě, že se nachází v nepříznivých podmínkách. Nebo dlouhověkost semen – pokud se změní v průběhu vývoje semene teplota a srážky, semeno může zkrátit proces dormance až na polovinu času (Nicotra et al., 2010).

Fenotypová plasticita tedy může hrát důležitou roli v odpovědi na rychle se měnící podmínky. Nicméně by mohla být nedostatečná, pokud budou stále výraznější změny teplot a vodního stresu v rámci dlouhodobých změn (Anderson et al., 2012b).

1.3. Genový tok

V rámci populací běžně probíhá genový tok, který zvyšuje nebo alespoň udržuje genetickou variabilitu (Jump and Penuelas, 2005) a podporuje adaptivní vývoj nebo naopak omezuje lokální specializace a diferenciaci populací (Anderson et al., 2012b).

Genový tok podporuje homogenizaci frekvence alel mezi populacemi. Podle teoretických modelů se předpokládá, že genový tok z velkých centrálních populací do malých periferních populací může ovlivnit lokální adaptace, čímž způsobuje fenotypovou klinální

variabilitu. Lokální adaptace jsou způsobeny přírodním výběrem jedinců s nejlepší fitness pro dané podmínky. K tomu je nutná velká genetická variabilita v rámci populace. Genový tok zvyšuje tuto variabilitu a tím umožňuje lokálním populacím lépe odpovídat na selekci (Kremer et al., 2012). Může ovšem působit i proti adaptaci tím, že zabráni lokální adaptaci malých periferních populací příliš velkým přísunem neadaptovaných genů z velké centrální populace (Bridle and Vines, 2007).

Genový tok také napomáhá předcházet inbreedingu, který se ve větší míře vyskytuje v izolovaných okrajových populacích. Tím opět podporuje fitness rostlin těchto populací a zvyšuje jejich schopnost adaptace ke klimatickým změnám (Kremer et al., 2012).

V lokalitách, kde je možné, aby genový tok propojil populace s různými lokálními adaptacemi na různé podmínky, může dojít k vytvoření potomstva, které se bude schopné rychle přizpůsobit na klimatické změny, protože jejich genom bude obsahovat alely lokálně adaptovaných rostlin z různých podmínek (Anderson et al., 2012b).

1.4. Adaptace

Dříve se předpokládalo, že adaptace rostlin hraje minoritní roli v odpovědi na klimatické změny (Huntley, 1991). Ovšem po uvážení frekvence diferenciací populace a obrovského tlaku, který je vyvíjen na přírodní populace se ukázalo, že adaptace je velice důležitá (Davis and Shaw, 2001) a přestala být jakožto odpověď na klimatické změny podceňována.

Aby se rostliny mohly adaptovat na nové klimatické podmínky, musí v rámci druhu disponovat dostatečnou genetickou diverzitou (Stoecklin et al., 2009). Genetická diverzita je klíčovým faktorem pro dlouhodobé přežití druhu. Zajišťuje rostlinám evoluční potenciál (Alsos et al., 2012), ale také například udržuje schopnost odolávat škůdcům (Jump and Penuelas, 2005). Klimatické změny způsobují omezení geografického rozšíření rostlin, a tudíž vedou ke ztrátě genetické diverzity (Alsos et al., 2012). Redukce genetické diverzity vede ke snížení fitness rostlin v rámci populace, a to může mít za následek sníženou kompetitivní schopnost daného druhu.

Adaptace je nejdůležitější u populací, které jsou nejnáchylnější k extinkci. Jsou to izolované populace, protože zde nemůže docházet ke genovému toku ze sousedních populací (Jump and Penuelas, 2005) nebo jsou to například populace adaptované na vysokohorské

klima, protože nemají možnost migrace do vhodnějších klimatických podmínek (Brunet and Larson-Rabin, 2012).

Studie na dvaceti sedmi druzích alpínských rostlin zkoumala genetickou diverzitu a pravděpodobnost její ztráty pod tlakem klimatických změn. Autoři zjistili, že největší náchylnost k redukci genetické diverzity mají druhy rostlin pocházející ze severu, které jsou adaptované na studené klima. Dále zjistili, že ztráta genetické diverzity se podstatně liší mezi druhy. Tyto rozdíly mohou být vysvětleny dispersní adaptací a genetickou diferenciací v rámci populace. Druhy s adaptací pro dálkovou disperzi si spíše udrží genetickou diverzitu, než druhy bez této adaptace (Alsos et al., 2012). Studie šíření semen na jednoletých rostlinných druzích ukázala, že tyto rostliny jsou schopné reagovat na klimatické změny zvýšenou disperzí semen, čímž se snaží maximalizovat velikost populace. Na základě klimatické změny začne probíhat v genomu mnohem více mutací, než probíhá ve standardním prostředí. Postupně jsou vyselektovány rostliny s alelami pro vyšší disperzi. Pokud je klima stabilní, frekvence alel pro vyšší disperzi v populaci poklesne. Toto je projevem evoluční adaptace, jsou k ní zapotřebí desítky generací (Boeye et al., 2013). Můžeme tedy předpokládat, že druhy adaptované na dálkovou disperzi se stanou dominantními druhy, což v budoucnu usnadní dálkový genový tok, a druhy s disperzí na krátkou vzdálenost vymřou nejrychleji. (Alsos et al., 2012).

Adaptace rostlin se často pojí ke konkrétnímu stanovišti, které je charakteristické určitými klimatickými podmínkami nebo se zde určitým způsobem tyto podmínky mění. Tuto adaptaci můžeme nazvat lokální adaptací. Lokální adaptaci definujeme jako přizpůsobení určité populace lokálním podmínkám. Jednotlivci z této populace mají v daném prostředí lepší fitness, než jednotlivci z jiných populací (Lowry, 2012).

Lokální adaptace jsou velice důležité pro předpověď reakcí na změny klimatu a schopnosti se jim přizpůsobit. Říkají nám, že v rámci druhového rozsahu mohou existovat alely, které umožňují adaptaci k novým podmínkám (Franks et al., 2014).

Lokální adaptace jsou uskutečňovány změnami v genomu. Na modelové rostlině *Arabidopsis thaliana* proběhlo genetické mapování spojené s lokálními adaptacemi. Vzorky byly sesbírány ve dvou různých oblastech – v Itálii a Švédsku, kde jsou velké rozdíly v klimatických podmínkách. Bylo zjištěno, že lokální adaptace jsou řízeny poměrně malým množstvím genomových oblastí, i přes velké rozdíly v klimatických podmínkách mezi švédskými a italskými populacemi byly rozdíly v genomech velice malé. Pro úspěšnou lokální adaptaci je nutná dostatečná genetická variabilita. U pokusu na švédských rostlinách častěji, než u italských vzorků, nedošlo ke vhodné adaptaci pravděpodobně z důvodu

omezeného množství genetické variability. Tento nedostatek mohl být způsobený genetickým bottleneckem, který proběhl během postglaciální kolonizace Skandinávie nebo selekcí, která zde probíhá z důvodu klimatických změn. Nedostatek genetické variability tedy může omezovat lokální adaptace (Agren et al., 2013).

Jak již bylo výše zmíněno, lokální adaptace mohou být narušeny genovým tokem. Toto tvrzení dokazuje studie populací slunečnic rostoucích na pobřežních a hadcových stanovištích. I přes velké rozdíly v těchto habitatech zde dle autorů probíhá značný genový tok, který pravděpodobně zabraňuje lokální adaptaci (Sambatti and Rice, 2006). Ovšem další studie lokální adaptace a selekce alpínských druhů bylin podél altitudinálního gradientu říká, že ve studovaných znacích jsou rostliny lokálně adaptované. Připouští ale možnost nízké úrovně genového toku (Byars et al., 2007; Kim and Donohue, 2013).

Další možností, jak se mohou rostliny adaptovat ke klimatickým změnám, je pomocí epigenetických změn (Johannes et al., 2009). Epigenetické modifikace zahrnují změny, které nejsou kódovány v genomu, jako je metylace DNA, histonová modifikace, remodelace chromatinu a dědičnost RNA molekul. Tyto modifikace mohou být dědičné a projevit se změnou fenotypu (Saze, 2008). Příkladem je studie na druhu *Arabidopsis thaliana*, která byla vystavena po několik generací teplotnímu stresu a stresu ze zasolení, kde výsledky ukázaly, že fenotypové změny proběhly pravděpodobně na základně dědičných epigenetických změn (Suter and Widmer, 2013).

2. Druhové vlastnosti umožňující reakci druhu na změny klimatických podmínek

Globální klimatické změny ovlivňují fenologii a morfologii rostlin (Root et al., 2003), mají vliv na růst a velikost rostliny (Zavaleta et al., 2003). Desetileté satelitní pozorování fotosyntetické aktivity zaznamenalo zvýšený růst rostlin v průběhu léta a zvýšenou respiraci v průběhu zimy, kde nejvýraznější změny proběhly na severní polokouli mezi 45° a 70° rovnoběžkou (Myneni et al., 1997), protože zde dochází kvůli zvyšující se průměrné roční teplotě ke snižování průměrné roční sněhové pokrývky (Zhou et al., 2001). Zvýšenou fotosyntetickou aktivitou rostliny asimilují více CO₂, a tím ovlivňují globální cyklus uhlíku (Keeling et al., 1996).

Nejvýraznější klimatické změny, které ovlivňují fenologii a morfologii rostlin jsou globální oteplování, zvyšování koncentrace CO₂, usazování dusíku a zvýšené množství průměrných srážek (Cleland et al., 2006; Zavaleta et al., 2003). Tyto změny nejvýrazněji ovlivňují kvetení (jeho načasování, počet květů apod.), reprodukci a rostlinnou biomasu (Anderson et al., 2012a; Cleland et al., 2006). Čas a průběh kvetení jsou nejstudovanější oblast fenologie rostlin (Munguia-Rosas et al., 2011), proběhly ovšem například i výzkumy na posun načasování klíčení rostlin. Příkladem je studie alpínských druhů rostlin, kde byly semena těchto rostlin vystaveny vyšším průměrným teplotám. Výsledky ukázaly, že zvýšené průměrné podzimní teploty mohou změnit čas klíčení z jara na podzim (Mondoni et al., 2012).

Klimatické změny ovlivňují velikost rostlin, na které je závislá schopnost kvetení (rostlina musí dosahovat určité minimální velikosti) (Bonser and Aarssen, 2009; Meineri et al., 2014). Konkrétní vliv klimatických změn na morfologii rostlin je druhově specifický, záleží i na lokální adaptaci populace. Například studie alpínských bylinných druhů ukazuje, že u druhu *Viola biflora* existuje vztah mezi pravděpodobností kvetení a množstvím srážek, ale u ostatní studovaných druhů se tento vztah nepotvrdil (Meineri et al., 2014).

Posun ve fenologii a změny v morfologii rostlin mohou mít dopad nejen na rostliny samotné, ale i na kompetici mezi rostlinami, jejich opylovače a herbivory. Může tedy ovlivnit fungování celého ekosystému (Dunne et al., 2003).

2.1. Fenologie kvetení

Čas kvetení je pro rostliny klíčovou životní fází. Ovlivňuje šance rostlin na opylení, čas dozrání semen a jejich disperzi. Ovlivňuje také další procesy, jako je tvorba listů, růst kořenů, příjem živin apod. (Fitter and Fitter, 2002). Fenologii kvetení ovlivňují různé faktory životního prostředí (Elzinga et al., 2007) a klimatické změny (Zavaleta et al., 2003), z čehož pravděpodobně nejpodstatnější je změna průměrných teplot (Elzinga et al., 2007).

Nejvýraznější změnou ve fenologii je posun začátku kvetení u rostlin vykvétajících brzy na jaře v oblastech, kde je v zimě pravidelná sněhová pokrývka, protože s globálním oteplováním dochází k dřívějšímu tání sněhu (Dunne et al., 2003). Toto potvrzuje například studie alpské trvalky *Boechnera stricta*, která je citlivá ke změně klimatu a výrazně reaguje na lokální klimatické změny, jako je doba tání sněhu a průměrné zimní teploty (Anderson et al., 2012a).

Nejvýraznějším faktorem, který ovlivňuje načasování kvetení, je tedy průměrná teplota vzduchu (Gordo and Jose Sanz, 2010), i když například v tropických suchých lesích Mexika, pro které je typické 5-7 měsíců trvající sucho, je časování kvetení závislé převážně na srážkách (Borchert et al., 2004). Srážky také mohou ovlivňovat změny ve fenologii kvetení, ale pokud jsou prokázány, jsou specifické na úrovni druhů (Penuelas et al., 2004). Například ve výzkumu travin nebyla prokázána korelace mezi počátkem kvetení a množstvím srážek (Cleland et al., 2006), ale studium na alpském druhu *Aquilegia caerulea* ukázalo, že při vyšších srážkách se čas vykvetení posunul vpřed (Brunet and Larson-Rabin, 2012). Pokud není znám konkrétní vliv změny srážkových průměrů na studovaný druh, mohou srážky potencionálně ovlivňovat výzkumy zaměřené na změny v průměrných teplotách (Penuelas et al., 2004).

Výzkum jednoletých euroasijských travin ukázal, že průměrná doba začátku kvetení se v závislosti na oteplování zkracuje o 2-5 dnů na 1 °C (Cleland et al., 2006). Podobných výsledků dosáhla i dlouhodobá studie na 385 britských rostlinných druzích, kde se doba počátku kvetení zkrátila průměrně o 4 dny na 1 °C (Fitter and Fitter, 2002). Dále tento výsledek potvrzuje studie na dvaceti rostlinných druzích východní Číny, kde naměřili dřívější kvetení v průměru o přibližně 3 dny na 1 °C (Wang et al., 2015). I dlouhodobá studie (od roku 1951 do roku 2009) časování kvetení bylin ve vlhkém subtropickém klimatu Jižní Karolíny ukázala zkracování počátku kvetení u bylin vykvétajících brzy na jaře (průměrně o 3,391 dnu na 1 °C). Ovšem u bylin vykvétajících pozdě na jaře a v létě naopak zaznamenala mírné pozdější dobu vykvetení v závislosti na zvyšování průměrné únorové teploty (Park and

Schwartz, 2015), studie z východní Číny zaznamenala u těchto bylin stabilitu (Wang et al., 2015).

Celkově, co se týče severní polokoule, průměrné výsledky změn ve fenologii druhů vykvétajících na jaře poskytla srovnávací studie, která využila dvě nezávislé databáze fenologických dat (PEP725 a NECTAR). Podle této studie se odpověď na změny teploty liší podle lokality výskytu, ale v drtivé většině případů se čas kvetení zkracuje. Nejintenzivněji reagují rostliny z oblastí studenějších s výraznou sezonalitou (Cook et al., 2012). Prakticky stejné výsledky zaznamenala metaanalýza studií evropských druhů rostlin, kde nejcitlivěji na zvýšení teploty reagovaly druhy vykvétající brzy na jaře (Menzel et al., 2006).

Dalším faktorem, který může ovlivnit počátek kvetení je zvyšování koncentrace CO₂ a usazování dusíku. Travniny vystavené vyšší koncentraci CO₂ reagovali prodlužováním začátku kvetení, což může mít ve spojení s ostatními faktory za následek celkové zpomalení dřívějšího vykvétání (Cleland et al., 2006).

2.2. Změny v morfologii listu

Morfologie listu může procházet adaptivními změnami v reakci na klimatické změny (Guerin et al., 2012). Morfologie a biochemie listu se může lišit v rámci jednoho druhu podle prostředí, ve kterém se nachází. Cílem změny v morfologii listu je maximalizace fotosyntetické aktivity a optimalizace fitness rostliny. K tomu je zapotřebí dostatečná genetická variabilita (Martin et al., 2007).

Morfologie listu se v rámci druhů liší podél altitudinálního i latitudinálního gradientu (Guerin et al., 2012). Různé studie říkají, že velikost listu klesá se stoupající nadmořskou výškou – například: (Byars et al., 2007; Hoffmann et al., 2009), další ukazují snižující se velikost listu se vzrůstající průměrnou teplotou – například: (Shin et al., 2001). Nedávná studie na druhu *Dodonaea viscosa* rostoucí v Jižní Austrálii dokazuje, že během 127 let klesla šířka listu v průměru o 2 mm z důvodu rostoucích průměrných teplot (Guerin et al., 2012). O pravdivosti této studie probíhají debaty, protože je pravděpodobně první, která dokazuje signifikantní změnu morfologie listu zapříčiněnou globálním oteplováním (Duncan, 2013; Guerin and Lowe, 2013). Další studie několika jednoletých rostlinných druhů rostoucích ve Velké pánvi USA, která měla k dispozici naměřené údaje o těchto druzích z období od r. 1893 do r. 2011 zjistila, že 4 ze 7 těchto druhů v průběhu času zmenšily svoji velikost listu i

celkovou velikost rostliny, ovšem výsledky jsou ovlivněny kromě vzrůstajících průměrných teplot mnoha dalšími faktory prostředí, jak abiotickými, tak biotickými (Leger, 2013).

2.3. Fotosyntetická aktivita

Fotosyntéza je nejdůležitější fyziologický proces, který bude zasažen klimatickými změnami. Nejvíce ji ovlivňuje zvyšující se koncentrace CO_2 , zvyšující se průměrné teploty a změny vodního režimu (Flexas and Sun, 2014).

Je to nejcitlivější fyziologický proces k nadměrné teplotě (Hasanuzzaman et al., 2013). Jakmile teplota překročí toleranci rostliny, která je druhově specifická, dojde k poklesu čisté fotosyntézy, což je způsobeno inhibicí aktivity enzymu Rubisco (Crafts-Brandner and Salvucci, 2000). C_3 rostliny jsou citlivější k teplotnímu stresu, než C_4 rostliny. Proto se také genové inženýrství zabývá změnou C_3 metabolismu na C_4 metabolismus u hospodářsky významných druhů rostlin. Kromě efektivnější fotosyntetické aktivity a vyšší produkce jsou C_4 rostliny odolnější k teplotnímu stresu (Yang et al., 2006).

Aby fotosyntéza probíhala, musí mít rostlina alespoň limitní množství vody. Pokud je tato hranice překročena, rostliny isohydrické uzavřou průduchy, aby zamezily ztrátám vody, ale musí čelit nedostatku CO_2 . Rostliny anisohydrické nechají průduchy otevřené a riskují uhynutí (Reyer et al., 2013). Pokud je koncentrace CO_2 příliš nízká, dojde k inhibici aktivity Rubisca a dalších enzymů souvisejících s asimilací uhlíku a tím omezení fotosyntézy (Bota et al., 2004).

Pokud vezmeme v potaz pouze koncentraci CO_2 , je velký rozdíl mezi rostlinami C_3 , C_4 a CAM. Rostliny C_3 reagují na zvýšenou koncentraci CO_2 zvýšením fotosyntetické aktivity ve větší míře, než rostliny C_4 a CAM (Urban, 2003). Ve spojení s nadprůměrnou teplotou je ovšem zvýšená fotosyntetická aktivita výraznější u rostlin C_4 (Kirschbaum, 2004).

C_4 rostliny jsou tedy zvýhodněny ve vyšších teplotách, C_3 rostliny zase ve vyšších koncentracích CO_2 . Předpokládá se, že v podmínkách, kde dochází ke kompetici mezi C_3 a C_4 rostlinami budou zvýhodněny C_3 rostliny, protože nárůst teploty nebude tak efektivní pro C_4 rostliny, jako nárůst koncentrace CO_2 pro C_3 rostliny (Kirschbaum, 2004).

2.4. Další fyziologické změny

Rostliny vnímají klimatické změny jako stres (Iba, 2002). Rostlina se může bránit fyziologickými změnami, jako například změnou turgoru buněk, osmotického tlaku, úpravou redoxní rovnováhy, produkcí látek napomáhajícím organizovat proteiny, změnou buněčné struktury, atd. Tyto fyziologické změny jsou zapříčiněny expresí genů aktivovaných signálními molekulami (jako například cyklin-dependentní proteinkinázy nebo mitogenem-aktivované proteinkinázy), které chrání rostlinu před stresem (Hasanuzzaman et al., 2013). Pokud dojde k nadbytečné expresi těchto genů, může se rostlina aklimatizovat ke stresu, popřípadě může dojít k adaptaci. Například u signální dráhy „unfolded protein response (UPR)“, která pomáhá špatně sbaleným proteinům do správné funkční formy, došlo zvýšenou aktivitou k produkci rostlin s vyšší tolerancí k zasolení půdy .

2.4.1. Teplotní stres

Nejběžnějším stresorem je změna teploty (Iba, 2002). Limituje rostlinu v růstu, metabolismu a produktivitě. Odpověď na teplotní stres se liší podle druhu rostliny, trvání a intenzity stresoru. Hlavním následkem, který poškozuje rostlinu při nadlimitní teplotě je nadbytečná tvorba reaktivních forem kyslíku (ROS), která způsobuje oxidativní stres. Adaptivní ochranou proti ROS může být zvýšená produkce antioxidačních látek jako jsou vitamín C a glutathionin, což bylo prokázáno na druhu *Lolium perenne* (Xu et al., 2006).

Pokud je rostlina vystavena náhlému zvýšení teploty, začne produkovat heat-shock proteiny (HSPs) (Lee et al., 1995). Produkce HSPs byla u vyšších rostlin zaznamenána při vystavení teplotám 38-40 °C. Fungují jako molekulární chaperony, pomáhají správně sbalit strukturálně nestabilní proteiny, zabraňují denaturaci a podporují renaturaci proteinů (Iba, 2002). Expres HSPs proteinů je určována transkripčním faktorem HSFs, který aktivuje HSF gen. Za normálních teplot je aktivita HSFs inibována. Na druhu *Arabidopsis thaliana* byl proveden pokus, při kterém byl transkripční faktor aktivní i při normálních teplotách. U těchto transgenních rostlin se zvýšila snášenlivost k vysokým teplotám (Lee et al., 1995).

Další adaptivní ochranou proti vysokým teplotám může být zvýšená akumulace osmoticky aktivních látek, což bylo například dokázáno u cukrové třtiny. Zvýšené množství prolinu a glycinbetadinu zde jasně prokázalo vyšší odolnost vůči vysokým teplotám (Rasheed et al., 2011).

2.4.2. Vodní stres

Vodní stres postihuje komplexně celou rostlinu, jak na morfologické, tak na fyziologické úrovni (Yordanov et al., 2000). Ve stresu, který je způsobený suchem, klesá vodní potenciál rostliny. Uzavírají se průduchy a snižuje se transpirace. Pokud je transpirace snižena, v kombinaci s vyššími teplotami vzduchu stoupá teplota listu, což ovlivňuje fotosyntetickou aktivitu (Siddique et al., 2000).

Mezi nejdůležitější projevy vodního stresu patří vadnutí způsobené sníženým turgorem buněk (Farooq et al., 2009), a s tím související snížený nebo zastavený růst rostliny způsobený inhibovanou elongací buněk, která může být zapříčiněna přerušением toku vody z xylému do okolních buněk na základě změny gradientu vodního potenciálu (Nonami, 1998). Dalším projevem je inhibice nebo zastavení dělení buněk způsobené oslabenou schopností mitotického dělení (Farooq et al., 2009).

Rostliny mohou použít několik strategií, aby přežily v prostředí, kde jsou vystaveny vodnímu stresu. Mohou se adaptovat na suché prostředí prostřednictvím tolerance, avoidance (Kenney et al., 2014), dále mohou využít fenotypovou plasticitu (Xu et al., 2015) nebo kombinaci těchto strategií (Kenney et al., 2014). Toleranci může rostlina zvýšit například osmotickým přizpůsobením prostřednictvím změny vodivosti aquaporinů (Siefritz et al., 2002). Mezi avoidance patří například zkrácení doby kvetení, čímž se rostlina vyhýbá suchému období. Potvrzuje to studie na *Arabidopsis thaliana*, která byla pěstována na začátku sezóny ve vlhkých podmínkách a na konci sezóny v suchých podmínkách. Upřednostňovány byly rostliny vykvétající dříve v sezóně (Kenney et al., 2014). Příkladem plastických změn může být změna v poměru kořene a nadzemní části (root-shoot ratio) v reakci na nedostatek vody (Xu et al., 2015).

3. Metody studia

Metody studia vlivu klimatických změn na rostliny můžeme obecně rozdělit na teoretické a terénní. Materiály, které se využívají ke studiu, jsou různorodé. Mohou to být například rostliny nebo semena z přírodních rostlinných populací, dříve nasbíraná semena uchovaná v dormantním stavu, používají se také historická data a genetické linie (Franks et al., 2014).

3.1. Teoretické studie

Pro studium reakce rostlin na klimatické změny se nejčastěji užívají dvě metody modelování: „environmental niche modelling“ a „mechanistic population modelling“ (Chevin et al., 2010). Tyto dva modely jsou obecné. Pro různé studie se používají různé modifikace upravené na míru dané studii, které jsou většinou založené na těchto modelech.

3.1.1. Environmentální modelování niky

Environmentální modelování niky (environmental niche modelling) je založené na konceptu Hutchinsonovy niky. Jsou zapotřebí záznamy o výskytu studovaných druhů a jejich vztahy k abiotickým podmínkám (Chevin et al., 2010). Tento model statisticky určuje korelaci mezi ekologickou tolerancí a hranicemi výskytu druhů (jejich realizované niky) (Willi and Hoffmann, 2009). V kombinaci s pravděpodobnou změnou klimatu předpovídá možnosti změny výskytu druhů, takže může například předpovědět pravděpodobnost extinkce populace endemického druhu. Statistický přístup je samozřejmě obecný, každá studie používá specifické metody (Thomas et al., 2004). Tento model ovšem nebere v potaz možnost adaptace (a s tím spojenou změnu realizované niky daného druhu), což je jeho velkou nevýhodou (Chevin et al., 2010).

3.1.2. Mechanistické populační modelování

Mechanistické populační modelování (mechanistic population modelling) je zaměřené na morfologické a fyziologické rysy daného druhu (Kearney and Porter, 2009), které tvoří základ pro jeho přežití, a s nimi související vhodné abiotické podmínky. Je zde kladen důraz

na individua z dané populace, která podléhají přírodní selekci a mohou se lišit v genetické variabilitě, a tím ovlivňují celou populaci (Willi and Hoffmann, 2009). Tento model umožňuje zjištění faktorů, které limitují populaci v přežití pod nátlakem klimatických změn, ale není možné z něj zjistit další vývoj populace (Chevin et al., 2010).

3.2. Terénní studie

3.2.1. Studie využívající starý rostlinný materiál

Studie využívající starý rostlinný materiál (ressurrection studies) porovnávají vliv klimatických změn na vzorky z jedné dané lokality nasbírané v odlišném čase – na předky dané populace a jejich potomky. Minimálně dva různé vzorky se současně vystaví klimatické změně a sledují se změny v čase (Sultan et al., 2013). Tento typ studie poskytuje přímý důkaz evoluční reakce na změnu klimatu v čase (Franks et al., 2014). Příkladem je studie jednoleté rostliny *Brassica rapa*, která prokázala rychlou evoluční odpověď na suché klima v posunu načasování kvetení. K dispozici byla semena zachovaná v dormantním stavu, která byla nasbírána před obdobím sucha, a semena nasbírána po sedmi letech období sucha. V obou případech byly vzorky ze dvou populací – jedna populace rostla na sušším a jedna na vlhčím stanovišti. Z těchto semen byla vytvořena F1 generace předků, potomků a vzájemně křížených předků s potomky. Takto vytvořené F1 generace byly vystaveny třem různě dlouhým obdobím sucha. Každý genotyp vykazoval jinou průměrnou dobu vykvetení ve stejných podmínkách, což značí adaptivní odpověď. Navíc linie z vlhčího stanoviště vykazovali vyšší úmrtnost, než ze suššího stanoviště, což ukazuje na lokální adaptaci (Franks et al., 2007).

3.2.2. Terénní a experimentální studie v průběhu času

Terénní a experimentální studie v průběhu času sledují fenotypové změny, fenologické změny nebo frekvenci alel v průběhu času na vzorcích, které jsou vystavené změnám klimatu. Nevýhodou těchto studií je, že přímo neukazují, zda je adaptace evoluční nebo plastická (Franks et al., 2014). Příkladem je studie založená na pozorování a zaznamenávání fenologických údajů různých druhů rostlin na mnoha stanovištích Německa od roku 1951 do

roku 1996, která prokazuje změnu v načasování kvetení a opadu listů v důsledku klimatických změn (Menzel et al., 2001).

Dalším příkladem je studie změn ve fenologii v reakci na změnu teploty, přidání sněhu nebo jejich kombinace na čtyřech alpínských druzích (*Kobresia pygmaea*, *Astragalus rigidulus*, *Potentilla saundersiana*, *Potentilla fruticosa*) Tibetské náhorní plošiny. Byla zde vytyčena ohraničená stanoviště, na která byl přidáván sníh, nebo byla oteplována po dobu tří let. Na rostlinách byl měřen čas prvního pučení, vykvetení a vytvoření plodu, dále pak počet květů a jejich velikost. Data byla zanalyzována a výsledky ukázaly, že oteplování i sníh mají vliv na fenologii, ale liší se mezi druhy – například na oteplování zareagovala *K. pygmaea* pozdější reprodukcí, *A. rigidulus* dřívějším pučením a vykvetením, *P. fruticosa* dřívějším vykvetením a *P. saundersiana* nezareagovala (Dorji et al., 2013).

3.2.3. Studie nahrazující čas prostorem

Studie nahrazující čas prostorem je synchronizovaná studie totožných vzorků vystavených různým klimatickým podmínkám. Příkladem takovéto studie jsou přesazovací pokusy (transplant experiments) (Franks et al., 2014).

Přesazovací pokusy je metoda, kde se rostliny rostoucí v určitých klimatických podmínkách přemístí do jiných klimatických podmínek. Nejčastěji se používají rostlinné druhy vyskytující se podél altitudinálního nebo latitudinálního gradientu, jako například ve studii lokální adaptace a fenotypové plasticity alpínských trav, kde byly sesbírány semena ve třech různých nadmořských výškách a vzájemně přesázeny do stejných klimatických podmínek, jako byly na původních stanovištích (Frei et al., 2014a).

Přesazovací pokusy využívá například SeedClim projekt, který má za cíl porozumění efektu budoucích klimatických změn na rostlinné populace. Je zaměřený na měnění se teplotou a srážky. Používá dvanáct různých lokalit s faktoriálně zkříženými gradienty průměrných srážek a průměrných teplot, kde jsou vytyčeny pokusné plochy, které jsou ohraničené plotem, aby bylo zamezeno přístupu zvěři. Na tyto vytyčené plochy byly nasazeny 3 alpínské druhy a 3 nížinné druhy ze studenějších nebo sušších lokalit – *Veronica alpina* a *Veronica officinalis*, *Viola biflora* a *Viola palustris*, *Carex capillaris* a *Carex pallescens*, aby byly vystaveny teplejšímu nebo vlhčímu klimatu (Meineri et al., 2014). Je to unikátní systém, protože na většině lokalit, kde se provádí přesazovací pokusy, není možné studovat nezávisle srážkové a teplotní podmínky. V rámci tohoto projektu vyšlo několik publikací, jako například studie zabývající se otázkou, jak klimatické změny (měnění se teplota a srážky)

působí na schopnost kvetení a zda souvisí s velikostí rostliny (Meineri et al., 2014). Další studie je zaměřená na klíčení semenáčků, kde přesazovací pokus umožňuje oddělení dědičné zkušenosti s klimatem a zkušenosti s klimatem získané v průběhu klíčení a umožňuje tedy určit, zda se jedná o reakci na místní klima nebo adaptivní odpověď. Výsledky ukázaly, že vyklíčení bylo primárně ovlivněno klimatem, kde rostliny klíčily, pouze u jednoho druhu byla zaznamenána adaptivní odpověď (Meineri et al., 2013).

Pro přesazovací pokusy je možné použít přírodní klimatickou síť (uvedený příklad SeedClim projektu) nebo uměle vytvořené klimatické prostředí ve skleníku, popřípadě v klimaboxu.

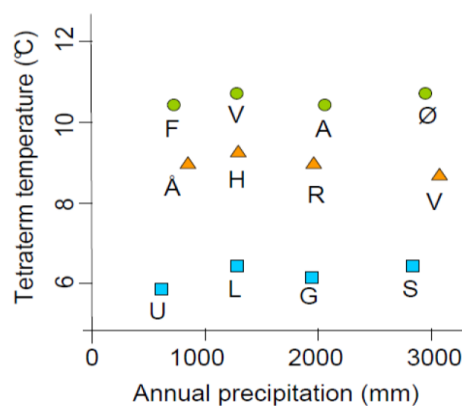
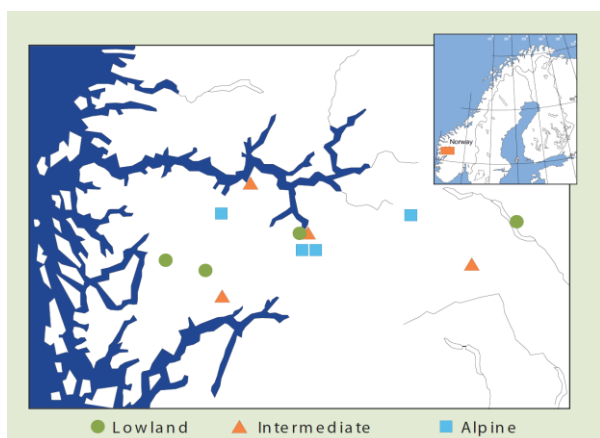
Klimaboxy umožňují růst rostlin v kontrolovaných klimatických podmínkách, jako jsou například doba a intenzita světelného záření, vlhkost, koncentrace CO₂ a teplota (Hermesh and Acharya, 1992). Umožňují tak přesně nasimulovat očekávané změny klimatických podmínek, kterým budou rostliny vystaveny, a je tedy možné zkoumat dopad těchto změn na jejich fitness. Klimaboxy například využila studie plastické odpovědi na zvyšující se teplotu u tří druhů trav rostoucích v nízkých a vysokých nadmořských výškách. Semena rostlin byla sesbírána ze stanovišť v různých nadmořských výškách s vertikálním rozdílem 600 m a rozdílem průměrných ročních teplot 4 °C. Ve skleníku byly zasazeny a další rok po jarovizaci byly přemístěny do klimaboxů. V klimaboxech byla nastavena teplota o 4 °C vyšší, než byla na jejich původním stanovišti. Ostatní faktory, jako např. srážky byly zachovány. Do každého klimaboxu byly nasazeny rostliny každého druhu a populace. Jednou v průběhu a na konci pokusu byl zjišťován počet listů a délka nejdelšího listu, dále byl měřen SLA (specific leaf area) a zaznamenávána doba vykvetení. Na konci pokusu byla změřena celková biomasa. Naměřené údaje byly statisticky vyhodnoceny. U všech druhů byla zaznamenána plastická odpověď na zvýšenou teplotu, ale jen velice nízká geneticky daná adaptivní odpověď (Frei et al., 2014b).

4. Diplomová práce

Ve své diplomové práci se budu věnovat tématu fyziologické a morfologické odpovědi na klimatické změny pomocí fenotypové plasticity a adaptace rostlin.

Studie, které se budu v rámci své diplomové práce účastnit, využívá SeedClim projekt, který je zmíněn výše. Jedná se o 12 lokalit trávníků v západním Norsku (obr. 1), které jsou rozmístěny na faktoriálně zkříženém gradientu teplot a srážek (obr. 2). Na jedenácti z dvanácti experimentálních ploch (chybí na lokalitě L) roste vybraná modelová rostlina *Festuca rubra*. Je to vytrvalá tráva, která se velice hojně vyskytuje mírném a subarktickém pásmu Evropy, je to dominantní druh alpinských luk a pastvin. Rozmnožuje se hlavně klonálně, ale i pohlavně. Z každého z těchto stanovišť bylo vybráno 30 genet, které byly rozděleny na ramety a nechaly se ve skleníku klonálně namnožit. Část nově narostlých ramet byla přesunuta do klimaboxů, které byly nastaveny na 4 extrémní kombinace podmínek – sucho a zima (obr. 2 – simulace lokality U), sucho a teplo (obr. 2 – F), vlhko a zima (obr. 2 – S) a vlhko a teplo (obr. 2 – Ø). V každém klimaboxu je 25 různých genotypů z každé z jedenácti populací, a v každém klimaboxu jsou stejné genotypy. Rostliny zde porostou minimálně 4 měsíce a v průběhu této doby na nich proběhnou různá měření.

Mým úkolem bude měřit ekofyziologické a morfologické znaky, jako je aktuální transpirace, vodivost průduchů, vodní a osmotický potenciál, specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC) a denzita průduchů. Z těchto naměřených hodnot budu zjišťovat, jaké znaky jsou projevem fenotypové plasticity a jaké adaptace rostlin na jejich původní lokalitu výskytu.



Obr. 1 – (vlevo) Geografické umístění experimentálních ploch v západním Norsku.

Obr. 2 – (vpravo) Gradienty průměrných ročních teplot a srážek na experimentálních plochách. (dokumentace Seedclim projektu, nepublikováno).

Závěr

Klimatické změny ovlivňují fungování rostlin, živočichů i celého ekosystému. Rostliny mají několik možností, jak reagovat na klimatické změny. Mohou migrací změnit oblast rozšíření, ale je nepravděpodobné, že by pouze migrace byla dostačující ochranou. Rychlá odpověď na klimatické změny může být zprostředkována fenotypovou plasticitou, ta je ovšem omezená genetickými možnostmi rostlin. Z dlouhodobého hlediska je pravděpodobně nejdůležitější genetická adaptace, ke které je nutná dostatečná genetická variabilita v rámci druhu. Genetická variabilita je podporována genovým tokem mezi populacemi. Rostliny většinou využívají kombinace těchto ekologických a evolučních strategií. Existuje spousta studií, které se zabývají, zda je nějaká morfologická, fyziologická nebo fenologická změna v důsledku změny klimatických podmínek projevem fenotypové plasticity nebo evoluční adaptace. Otázkou ovšem zůstává, do jaké míry jsou rostliny schopny se vypořádat s klimatickými změnami pouze pomocí fenotypové plasticity, kdy už se musí ke změnám adaptovat a zda budou tyto reakce dostatečně rychlé a předešly vymírání populací, popřípadě celých druhů.

Použitá literatura:

- Ackerly, D. D., 2003, Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments: *International Journal of Plant Sciences*, v. 164, p. S165-S184.
- Agren, J., C. G. Oakley, J. K. McKay, J. T. Lovell, and D. W. Schemske, 2013, Genetic mapping of adaptation reveals fitness tradeoffs in *Arabidopsis thaliana*: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 110, p. 21077-21082.
- Alsos, I. G., D. Ehrich, W. Thuiller, P. B. Eidesen, A. Tribsch, P. Schonswetter, C. Lagaye, P. Taberlet, and C. Brochmann, 2012, Genetic consequences of climate change for northern plants: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 279, p. 2042-2051.
- Anderson, J. T., D. W. Inouye, A. M. McKinney, R. I. Colautti, and T. Mitchell-Olds, 2012a, Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 279, p. 3843-3852.
- Anderson, J. T., A. M. Panetta, and T. Mitchell-Olds, 2012b, Evolutionary and Ecological Responses to Anthropogenic Climate Change: *Plant Physiology*, v. 160, p. 1728-1740.
- Boeye, J., J. M. J. Travis, R. Stoks, and D. Bonte, 2013, More rapid climate change promotes evolutionary rescue through selection for increased dispersal distance: *Evolutionary Applications*, v. 6, p. 353-364.
- Bonser, S. P., and L. W. Aarssen, 2009, Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations: *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, v. 11, p. 31-40.
- Borchert, R., S. A. Meyer, R. S. Felger, and L. Porter-Bolland, 2004, Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests: *Global Ecology and Biogeography*, v. 13, p. 409-425.
- Bota, J., H. Medrano, and J. Flexas, 2004, Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress?: *New Phytologist*, v. 162, p. 671-681.
- Bridle, J. R., and T. H. Vines, 2007, Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail?: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 22, p. 140-147.
- Brunet, J., and Z. Larson-Rabin, 2012, The response of flowering time to global warming in a high-altitude plant: the impact of genetics and the environment: *Botany-Botanique*, v. 90, p. 319-326.

- Byars, S. G., W. Papst, and A. A. Hoffmann, 2007, Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient: *Evolution*, v. 61, p. 2925-2941.
- Chevin, L.-M., R. Lande, and G. M. Mace, 2010, Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory: *Plos Biology*, v. 8.
- Cleland, E. E., N. R. Chiariello, S. R. Loarie, H. A. Mooney, and C. B. Field, 2006, Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 103, p. 13740-13744.
- Cook, B. I., E. M. Wolkovich, T. J. Davies, T. R. Ault, J. L. Betancourt, J. M. Allen, K. Bolmgren, E. E. Cleland, T. M. Crimmins, N. J. B. Kraft, L. T. Lancaster, S. J. Mazer, G. J. McCabe, B. J. McGill, C. Parmesan, S. Pau, J. Regetz, N. Salamin, M. D. Schwartz, and S. E. Travers, 2012, Sensitivity of Spring Phenology to Warming Across Temporal and Spatial Climate Gradients in Two Independent Databases: *Ecosystems*, v. 15, p. 1283-1294.
- Crafts-Brandner, S. J., and M. E. Salvucci, 2000, Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 97, p. 13430-13435.
- Davis, M. B., and R. G. Shaw, 2001, Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change: *Science*, v. 292, p. 673-679.
- Dorji, T., O. Totland, S. R. Moe, K. A. Hopping, J. Pan, and J. A. Klein, 2013, Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet: *Global Change Biology*, v. 19, p. 459-472.
- Duncan, R. P., 2013, Leaf morphology shift is not linked to climate change: *Biology Letters*, v. 9.
- Dunne, J. A., J. Harte, and K. J. Taylor, 2003, Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: Integrating experimental and gradient methods: *Ecological Monographs*, v. 73, p. 69-86.
- Elzinga, J. A., A. Atlan, A. Biere, L. Gigord, A. E. Weis, and G. Bernasconi, 2007, Time after time: flowering phenology and biotic interactions: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 22, p. 432-439.
- Farooq, M., A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita, and S. M. A. Basra, 2009, Plant drought stress: effects, mechanisms and management: *Agronomy for Sustainable Development*, v. 29, p. 185-212.

- Fitter, A. H., and R. S. R. Fitter, 2002, Rapid changes in flowering time in British plants: *Science*, v. 296, p. 1689-1691.
- Flexas, J., and J. Sun, 2014, Special Issue Photosynthesis in a climate change scenario Preface: *Plant Science*, v. 226, p. 1-1.
- Franks, S. J., S. Sim, and A. E. Weis, 2007, Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 104, p. 1278-1282.
- Franks, S. J., J. J. Weber, and S. N. Aitken, 2014, Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations: *Evolutionary Applications*, v. 7, p. 123-139.
- Frei, E. R., J. Ghazoul, P. Matter, M. Heggli, and A. R. Pluess, 2014a, Plant population differentiation and climate change: responses of grassland species along an elevational gradient: *Global Change Biology*, v. 20, p. 441-455.
- Frei, E. R., J. Ghazoul, and A. R. Pluess, 2014b, Plastic Responses to Elevated Temperature in Low and High Elevation Populations of Three Grassland Species: *Plos One*, v. 9.
- Ghalambor, C. K., J. K. McKay, S. P. Carroll, and D. N. Reznick, 2007, Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments: *Functional Ecology*, v. 21, p. 394-407.
- Gordo, O., and J. Jose Sanz, 2010, Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems: *Global Change Biology*, v. 16, p. 1082-1106.
- Guerin, G. R., and A. J. Lowe, 2013, Leaf morphology shift: new data and analysis support climate link: *Biology Letters*, v. 9.
- Guerin, G. R., H. Wen, and A. J. Lowe, 2012, Leaf morphology shift linked to climate change: *Biology Letters*, v. 8, p. 882-886.
- Hasanuzzaman, M., K. Nahar, M. M. Alam, R. Roychowdhury, and M. Fujita, 2013, Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants: *International Journal of Molecular Sciences*, v. 14, p. 9643-9684.
- Hecht, V., F. Foucher, C. Ferrandiz, R. Macknight, C. Navarro, J. Morin, M. E. Vardy, N. Ellis, J. P. Beltran, C. Rameau, and J. L. Weller, 2005, Conservation of Arabidopsis flowering genes in model legumes: *Plant Physiology*, v. 137, p. 1420-1434.
- Hermesh, R., and S. N. Acharya, 1992, Influence of maternal plant environment and provenance on alpine bluegrass seed-germination: *Canadian Journal of Plant Science*, v. 72, p. 801-808.

- Hoffmann, A. A., P. C. Griffin, and R. D. Macrailld, 2009, Morphological variation and floral abnormalities in a trigger plant across a narrow altitudinal gradient: *Austral Ecology*, v. 34, p. 780-792.
- Huntley, B., 1991, How plants respond to climate change - migration rates, individualism and the consequences for plant-communities: *Annals of Botany*, v. 67, p. 15-22.
- Iba, K., 2002, Acclimative response to temperature stress in higher plants: Approaches of gene engineering for temperature tolerance: *Annual Review of Plant Biology*, v. 53, p. 225-245.
- Johannes, F., E. Porcher, F. K. Teixeira, V. Saliba-Colombani, M. Simon, N. Agier, A. Bulski, J. Albuissou, F. Heredia, P. Audigier, D. Bouchez, C. Dillmann, P. Guerche, F. Hospital, and V. Colot, 2009, Assessing the Impact of Transgenerational Epigenetic Variation on Complex Traits: *Plos Genetics*, v. 5.
- Jump, A. S., and J. Penuelas, 2005, Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change: *Ecology Letters*, v. 8, p. 1010-1020.
- Kearney, M., and W. Porter, 2009, Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges: *Ecology Letters*, v. 12, p. 334-350.
- Keeling, C. D., J. F. S. Chin, and T. P. Whorf, 1996, Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements: *Nature*, v. 382, p. 146-149.
- Kenney, A. M., J. K. McKay, J. H. Richards, and T. E. Juenger, 2014, Direct and indirect selection on flowering time, water-use efficiency (WUE, $\delta C-13$), and WUE plasticity to drought in *Arabidopsis thaliana*: *Ecology and Evolution*, v. 4, p. 4505-4521.
- Kim, E., and K. Donohue, 2013, Local adaptation and plasticity of *Erysimum capitatum* to altitude: its implications for responses to climate change: *Journal of Ecology*, v. 101, p. 796-805.
- Kirschbaum, M. U. F., 2004, Direct and indirect climate change effects on photosynthesis and transpiration: *Plant Biology*, v. 6, p. 242-253.
- Kremer, A., O. Ronce, J. J. Robledo-Arnuncio, F. Guillaume, G. Bohrer, R. Nathan, J. R. Bridle, R. Gomulkiewicz, E. K. Klein, K. Ritland, A. Kuparinen, S. Gerber, and S. Schueler, 2012, Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change: *Ecology Letters*, v. 15, p. 378-392.
- Lee, J. H., A. Hubel, and F. Schoffl, 1995, Derepression of the activity of genetically-engineered heat-shock factor causes constitutive synthesis of heat-shock proteins and increased thermotolerance in transgenic *Arabidopsis*: *Plant Journal*, v. 8, p. 603-612.

- Leger, E. A., 2013, Annual plants change in size over a century of observations: *Global Change Biology*, v. 19, p. 2229-2239.
- Lowry, D. B., 2012, Local adaptation in *The model plant*: *New Phytologist*, v. 194, p. 888-890.
- Martin, R. E., G. P. Asner, and L. Sack, 2007, Genetic variation in leaf pigment, optical and photosynthetic function among diverse phenotypes of *Metrosideros polymorpha* grown in a common garden: *Oecologia*, v. 151, p. 387-400.
- Meineri, E., O. Skarpaas, J. Spindelbock, T. Bargmann, and V. Vandvik, 2014, Direct and size-dependent effects of climate on flowering performance in alpine and lowland herbaceous species: *Journal of Vegetation Science*, v. 25, p. 275-286.
- Meineri, E., J. Spindelbock, and V. Vandvik, 2013, Seedling emergence responds to both seed source and recruitment site climates: a climate change experiment combining transplant and gradient approaches: *Plant Ecology*, v. 214, p. 607-619.
- Menzel, A., N. Estrella, and P. Fabian, 2001, Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996: *Global Change Biology*, v. 7, p. 657-666.
- Menzel, A., T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kuebler, P. Bissolli, O. g. Braslavskaja, A. Briede, F. M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, A. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, Y. Filella, K. Jatcza, F. Mage, A. Mestre, O. Nordli, J. Penuelas, P. Pirinen, V. Remisova, H. Scheifinger, M. Striz, A. Susnik, A. J. H. Van Vliet, F.-E. Wielgolaski, S. Zach, and A. Züst, 2006, European phenological response to climate change matches the warming pattern: *Global Change Biology*, v. 12, p. 1969-1976.
- Mondoni, A., G. Rossi, S. Orsenigo, and R. J. Probert, 2012, Climate warming could shift the timing of seed germination in alpine plants: *Annals of Botany*, v. 110, p. 155-164.
- Munguia-Rosas, M. A., J. Ollerton, V. Parra-Tabla, and J. Arturo De-Nova, 2011, Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured: *Ecology Letters*, v. 14, p. 511-521.
- Myneni, R. B., C. D. Keeling, C. J. Tucker, G. Asrar, and R. R. Nemani, 1997, Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991: *Nature*, v. 386, p. 698-702.
- Nicotra, A. B., O. K. Atkin, S. P. Bonser, A. M. Davidson, E. J. Finnegan, U. Mathesius, P. Poot, M. D. Purugganan, C. L. Richards, F. Valladares, and M. van Kleunen, 2010, Plant phenotypic plasticity in a changing climate: *Trends in Plant Science*, v. 15, p. 684-692.

- Nonami, H., 1998, Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials: *Journal of Plant Research*, v. 111, p. 373-382.
- Park, I. W., and M. D. Schwartz, 2015, Long-term herbarium records reveal temperature-dependent changes in flowering phenology in the southeastern USA: *International Journal of Biometeorology*, v. 59, p. 347-355.
- Penuelas, J., I. Filella, X. Y. Zhang, L. Llorens, R. Ogaya, F. Lloret, P. Comas, M. Estiarte, and J. Terradas, 2004, Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes: *New Phytologist*, v. 161, p. 837-846.
- Rasheed, R., A. Wahid, M. Farooq, I. Hussain, and S. M. A. Basra, 2011, Role of proline and glycinebetaine pretreatments in improving heat tolerance of sprouting sugarcane (*Saccharum* sp.) buds: *Plant Growth Regulation*, v. 65, p. 35-45.
- Reyer, C. P. O., S. Leuzinger, A. Rammig, A. Wolf, R. P. Bartholomeus, A. Bonfante, F. de Lorenzi, M. Dury, P. Gloning, R. Abou Jaoude, T. Klein, T. M. Kuster, M. Martins, G. Niedrist, M. Riccardi, G. Wohlfahrt, P. de Angelis, G. de Dato, L. Francois, A. Menzel, and M. Pereira, 2013, A plant's perspective of extremes: terrestrial plant responses to changing climatic variability: *Global Change Biology*, v. 19, p. 75-89.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds, 2003, Fingerprints of global warming on wild animals and plants: *Nature*, v. 421, p. 57-60.
- Sambatti, J. B. M., and K. J. Rice, 2006, Local adaptation, patterns of selection, and gene flow in the Californian serpentine sunflower (*Helianthus exilis*): *Evolution*, v. 60, p. 696-710.
- Saze, H., 2008, Epigenetic memory transmission through mitosis and meiosis in plants: *Seminars in Cell & Developmental Biology*, v. 19, p. 527-536.
- Shaw, R. G., and J. R. Etterson, 2012, Rapid climate change and the rate of adaptation: insight from experimental quantitative genetics: *New Phytologist*, v. 195, p. 752-765.
- Shin, H. K., J. H. Lieth, and S. H. Kim, 2001, Effects of temperature on leaf area and flower size in rose: *Proceedings of the Third International Symposium on Rose Research and Cultivation*, p. 185-191.
- Siddique, M. R. B., A. Hamid, and M. S. Islam, 2000, Drought stress effects on water relations of wheat: *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, v. 41, p. 35-39.
- Siefritz, F., M. T. Tyree, C. Lovisolo, A. Schubert, and R. Kaldenhoff, 2002, PIP1 plasma membrane aquaporins in tobacco: From cellular effects to function in plants: *Plant Cell*, v. 14, p. 869-876.
- Slavíková, J. , 1982, *Ekologie rostlin*, Praha: Univerzita Karlova.

- Stoecklin, J., P. Kuss, and A. R. Pluess, 2009, Genetic diversity, phenotypic variation and local adaptation in the alpine landscape: case studies with alpine plant species: *Botanica Helvetica*, v. 119, p. 125-133.
- Sultan, S. E., T. Horgan-Kobelski, L. M. Nichols, C. E. Riggs, and R. K. Waples, 2013, A resurrection study reveals rapid adaptive evolution within populations of an invasive plant: *Evolutionary Applications*, v. 6, p. 266-278.
- Suter, L., and A. Widmer, 2013, Environmental Heat and Salt Stress Induce Transgenerational Phenotypic Changes in *Arabidopsis thaliana*: *Plos One*, v. 8.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips, and S. E. Williams, 2004, Extinction risk from climate change: *Nature*, v. 427, p. 145-148.
- Urban, O., 2003, Physiological impacts of elevated CO₂ concentration ranging from molecular to whole plant responses: *Photosynthetica*, v. 41, p. 9-20.
- Valladares, F., S. Matesanz, F. Guilhaumon, M. B. Araujo, L. Balaguer, M. Benito-Garzon, W. Cornwell, E. Gianoli, M. van Kleunen, D. E. Naya, A. B. Nicotra, H. Poorter, and M. A. Zavala, 2014, The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change: *Ecology Letters*, v. 17, p. 1351-1364.
- van Kleunen, M., and M. Fischer, 2005, Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants: *New Phytologist*, v. 166, p. 49-60.
- Wang, H., Q. Ge, T. Rutishauser, Y. Dai, and J. Dai, 2015, Parameterization of temperature sensitivity of spring phenology and its application in explaining diverse phenological responses to temperature change: *Scientific Reports*, v. 5.
- West-Eberhard, M. J., 2003, *Developmental plasticity and evolution*, New York: Oxford University Press.
- Willi, Y., and A. A. Hoffmann, 2009, Demographic factors and genetic variation influence population persistence under environmental change: *Journal of Evolutionary Biology*, v. 22, p. 124-133.
- Xu, S., J. L. Li, X. Q. Zhang, H. Wei, and L. J. Cui, 2006, Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress: *Environmental and Experimental Botany*, v. 56, p. 274-285.

- Xu, W., K. Cui, A. Xu, L. Nie, J. Huang, and S. Peng, 2015, Drought stress condition increases root to shoot ratio via alteration of carbohydrate partitioning and enzymatic activity in rice seedlings: *Acta Physiologiae Plantarum*, v. 37.
- Yang, X., X. Chen, Q. Ge, B. Li, Y. Tong, A. Zhang, Z. Li, T. Kuang, and C. Lu, 2006, Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: A comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions: *Plant Science*, v. 171, p. 389-397.
- Yordanov, I., V. Velikova, and T. Tsonev, 2000, Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance: *Photosynthetica*, v. 38, p. 171-186.
- Zavaleta, E. S., M. R. Shaw, N. R. Chiariello, B. D. Thomas, E. E. Cleland, C. B. Field, and H. A. Mooney, 2003, Grassland responses to three years of elevated temperature, CO₂, precipitation, and N deposition: *Ecological Monographs*, v. 73, p. 585-604.
- Zhou, L. M., C. J. Tucker, R. K. Kaufmann, D. Slayback, N. V. Shabanov, and R. B. Myneni, 2001, Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999: *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, v. 106, p. 20069-20083.